

**Développement postembryonnaire et cycle d'intermue
chez un Scorpion Buthidae :**
Buthotus minax occidentalis (Vachon et Stockmann)

par Roland STOCKMANN *

Résumé. — Le développement postembryonnaire du Scorpion *Buthotus minax occidentalis* (Buthidae) est marqué par l'augmentation du nombre de soies dans certains territoires et du nombre de sensilles des peignes pendant les phases immatures. La morphologie du pullus est précisée. Le cycle d'intermue peut se diviser en 4 périodes distinctes morphologiquement et éthologiquement : périodes de rétablissement, d'activité, de gonflement et de prémue.

Abstract. — The postembryonal development of the Scorpion *Buthotus minax occidentalis* is characterized by the increase of the number of bristles on particular areas and the number of sensilles on the pectines during the immature stages. A detailed description of the pullus morphology is given. The intermolt cycle can be morphologically and ethologically divided into 4 distinct periods : periods of recovery, of activity, of distension and premolt.

Le développement postembryonnaire des Scorpions a été étudié dans la famille des Scorpionidae par SCHULTZE (1927) chez *Heterometrus longimanus*, puis par VACHON, ROY, CONDAMIN (1970) chez *Pandinus gambiensis*. Chez les Buthidae, VACHON décrit le développement postembryonnaire de *Buthus occitanus* (1940) et d'*Androctonus australis* (1948); PAULIAN (1936) et AUBER-THOMAY (1963) apportent des données quantitatives. AUBER-THOMAY (1970) étudie celui d'*Androctonus amoreuxi*. LEGENDRE (1968) généralise les résultats acquis dans un travail d'ensemble.

Les données sur le cycle d'intermue chez les Scorpions sont très fragmentaires ; seule, l'exuviation est mentionnée dans les travaux précédemment cités. GOYFFON (1975) expose brièvement nos données (STOCKMANN, 1974, in GOYFFON, 1975) qui lui permettent un repérage des différentes phases du cycle d'intermue chez *Androctonus australis* et *Androctonus mauretanicus*.

Le but de ce travail est de compléter notre connaissance sur le développement post-embryonnaire et sur le cycle d'intermue des Buthidae. L'espèce choisie est *Buthotus minax occidentalis*.

* Laboratoire de Physiologie des Insectes, Équipe Développement et Reproduction des Arthropodes, Université Pierre et Marie Curie, 7, quai Saint-Bernard, 75005 Paris, et Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

I. DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Le développement postembryonnaire des Scorpions se divise en deux phases : une phase larvaire et une phase nympho-imaginale.

1. La période larvaire

Elle est caractérisée par le « pullus » ou « larve ». Cette stase (VACHON, 1953, 1973), bien que décrite par de nombreux auteurs, mérite que l'on revienne sur quelques particularités de sa morphologie. Rappelons les caractères classiquement notés : le corps est peu pigmenté et apparemment lisse, des ventouses pédieuses sont présentes ; il n'y a ni trichobothries, ni soies avec base enfoncée en cupule ; les soies sont rares, de type larvaire ; les fulcres externes et internes des peignes sont absents. Cette larve vit sur le corps de la mère et ne se nourrit pas.

Nous compléterons cette description par une étude plus détaillée de quelques structures tégumentaires grâce à l'examen des exuvies larvaires après coloration cuticulaire sous le microscope optique ou après lyophilisation, métallisation et passage au microscope à balayage.

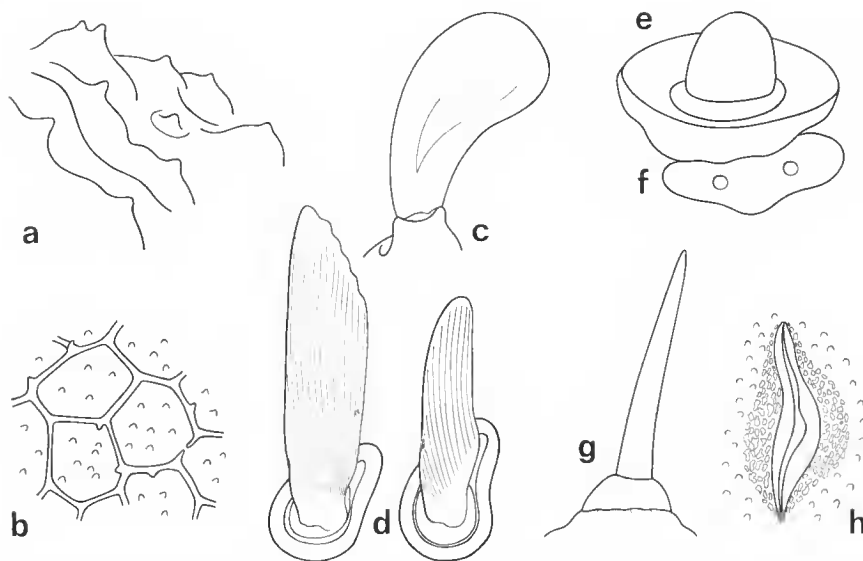


FIG. 1. — Structures cuticulaires chez le pullus et les stases nympho-imaginale de *Buthotus minax occidentalis*. a, cuticule à mucrons d'une membrane articulaire d'un pullus ; b, cuticule d'un appendice (chélicère) d'une deutonymphe ; c, soie distale en palette du doigt fixe du pédipalpe chez un adulte ; d, soies subdistales aplaties à cupules dissymétriques d'un doigt fixe du pédipalpe chez un adulte ; e, microchète en bouton (tiers distal du tarse d'un pullus) ; f, pore géminé (tiers distal du tarse d'un pullus) ; g, macrochète larvaire (sternite d'un pullus) ; h, lyrifissure (pédipalpe d'un pullus).

Le tégument des plaques tergaes et sternales est lisse mais au niveau des membranes articulaires il est formé de mucrons de 2 μm (fig. 1 a). Il n'y a jamais de structures polygonales visibles (en nid d'abeille) (BARTH, 1975). Il est à noter que, à la naissance, la cuticule larvaire est déjà décollée du futur tégument de la protonymphe.

Épines et tubercules : Les chélicères présentent sur la face interne du doigt mobile trois épines. Chaque segment métasomien porte deux épines ventrales dans sa région postérieure. Sur les doigts des pédipalpes, à la place des rangées de dents qui apparaîtront au stade suivant, on observe des zones cuticulaires épaissies.

Soies larvaires (fig. 1 g) : scules, des macrochètes larvaires ont été signalées. Les macrochètes larvaires diffèrent des soies des stades nympho-imaginaux par leur base proéminente et non enfoncée dans une cupule ; un filet nerveux (visible par transparence chez l'animal fixé) relie la soie au tégument sous-jacent. Leur répartition est la suivante :

Pattes locomotrices : fémur : 1 ; tibia : 1 ; basitarse : 1 ; tarse et prétarse : 6.

Pédipalpe : trochanter : 1 ; fémur : 1 ; tibia : 2 ; main : 1 ; doigt fixe : 6 ; doigt mobile : 18.

Face dorsale du prosome : 4 ; tergites mésosomiens : 2 sur chaque tergite ; sternites mésosomiens : 2 sur chaque sternite ; métasome : 4 par segment.

À la présence de macrochètes il faut ajouter l'existence de « microchètes larvaires » en grand nombre. Leur base se présente comme un anneau cuticulaire épaissi de 10 à 30 μm de diamètre. La soie elle-même a une dizaine de μm de longueur. Ces soies sont localisées principalement sur les doigts des pédipalpes associées aux épaississements cuticulaires et sur tous les appendices ainsi que sur les segments métasomiens. Une mention particulière doit être faite pour une microchète située au tiers postérieur du tarse de chaque patte. Cette microchète a une base de 40 μm de diamètre ; la hampe de la soie est arrondie en bouton (fig. 1 e). Ces microchètes sont aux emplacements où apparaîtront chez la protonymphe des macrochètes ou des trichobothries.

Lyrifissures (fig. 1 h) : Chez le pullus, des organes sensoriels en fente (ou lyrifissures) sont présents. Leur répartition générale est la même que chez les stades suivantes. Elles existent non seulement sur les pattes, pédipalpes et chélicères mais également sur le prosome, le mésosome, le métasome et le telson. Mais leur nombre chez le pullus est très réduit et elles sont groupées au maximum par deux ; sur les doigts des pédipalpes, il n'y a pas de lyrifissures dans leur tiers distal alors qu'on en trouve chez la protonymphe ; il faut remarquer que déjà à ce stade on distingue des lyrifissures petites (longueur inférieure à 30 μm) et grandes, comme BARTH (1975) l'a montré chez l'adulte. L'aire cuticulaire entourant la lyrifissure est proportionnellement plus large que chez les stades nympho-imaginaux.

Pores : Des plaques cuticulaires de 40 μm de long environ, percées de 2 pores, sont associées aux microchètes en « boutons » placées au tiers postérieur du tarse de chaque patte. Ces « pores géminés » (fig. 1 f) sont présents également dans la partie terminale de chaque pédipalpe. Ces organes probablement sensoriels n'ont pas été, jusqu'à présent, signalés chez les Scorpions. Leur structure fera l'objet d'une étude ultérieure. Les pores cuticulaires simples sont en nombre très réduit. Ils sont en particulier visibles sur le bouclier prosomien.

Telson : L'aiguillon, peu acéré et mou, est percé latéralement par deux fentes, débouchés de deux canaux excréteurs tubulaires prolongés par un filament. Ils ne semblent pas avoir de relation directe avec les glandes en formation ni avec l'aiguillon qui s'élabore sous l'en-

veloppe larvaire. Ces canaux subissent l'exuviation. Leur rôle pose, à ce stade, un problème, car la protection et la défense sont assurées entièrement par la mère.

Les stigmates ne sont pas ornements et leur paroi est entièrement lisse. Ils communiquent avec les poches pulmonaires en double sac. L'un des sacs est lisse, l'autre contient les lamelles pulmonaires, elles aussi totalement lisses et peu nombreuses (10 à 12).

Le peigne se présente sous forme d'une simple plaque où sont insérées les dents ; le manche n'est pas segmenté, les pièces médianes, les fulcres externes et les fulcres internes ne sont pas différenciés. Les dents présentent des sensilles très dispersés, sans ordre défini, sur 3 à 5 rangs. Elles apparaissent comme des boutons pouvant se rétracter dans des pores à bord épaissi.

2. La période nymphale

Les stases de la période nymphale (ou immature) présentent une très forte ressemblance avec l'imago. L'évolution d'une stase à une autre est très discrète. VACHON (1940, 1948, 1970) montre que le nombre des soies de l'éperon basitarsal et le nombre des soies des fulcres externes augmentent en fonction de l'âge. Nous avons signalé (STOCKMANN, *in* VACHON, 1973) ainsi que VACHON (1973) que la trichobothrie « i_2 » à la face interne du fémur des pédipalpes n'apparaît que chez la deutonymphe ; chez *Pandinus gambiensis*, VACHON met l'accent sur l'augmentation de taille des macrochètes.

Chez *Buthotus*, comme chez les autres Scorpions, nous devons considérer en premier lieu les **caractères invariants** c'est-à-dire communs à toutes les stases nymphales et à l'imago, qui ne subissent aucune évolution au cours des mues successives. La trichobothriotaxie (mise à part pour la trichobothrie « i_2 » du fémur des pédipalpes) est le principal de ces caractères invariants ; signalons également le nombre des dents aux peignes, le nombre de fulcres internes et externes, et celui des pièces médianes, le nombre des séries de dents sur les doigts des pédipalpes, le nombre de dents aux chélicères, le nombre des carènes sur l'ensemble du corps... La structure du tégument (fig. 1 b) chez les stases nympho-imaginale est alvéolaire (BARTH, 1975) à l'exception des membranes articulaires. Le tégument est formé de structures polygonales à 5 ou 6 côtés dont les bords sont soulevés et présentent de place en place des épaissements, des mucrons, ou des interruptions. La surface de l'alvéole est lisse ou garnie de quelques replis. Les structures alvéolaires correspondent aux limites des cellules tégumentaires : l'empreinte des cellules, obtenue par microscopie à balayage après lyophilisation et décapage, montre la correspondance entre les limites cellulaires et le contour des alvéoles.

Les membranes articulaires présentent de petits tubercules arrondis, non mucronés. Les pores cuticulaires sont très nombreux. Les soies ont leur base enfoncée dans une cupule. On distingue, en plus des trichobothries, plusieurs types de soies. Un premier type comporte les macrochètes et les microchètes dont la section est circulaire. Un second type correspond à des soies aplaties. Ces dernières sont présentes sur les doigts des pédipalpes, associées à chaque rangée de granules. Elles se distinguent en outre par une cupule dissymétrique. Enfin, à l'extrémité de chaque doigt existent deux de ces soies et une soie en palette dont la base est articulée sur un tubercule (fig. 1 c et d). On retrouve chez les stases nympho-imaginale des plaques percées de « pores géminés » sur les tarse et sur les doigts des pédipalpes.

Les lyrifissures sont plus nombreuses et réparties sur toute la surface du corps ; elles peuvent être groupées par plus de deux.

Les stigmates pulmonaires sont bordés d'épines ; les poumons portent des lamelles cuticulaires ornementées en réseau. Les peignes sont segmentés avec leur manche, leurs pièces médianes et leurs fulcres externes et internes. Les pattes ont des griffes portées par le post-tarse ; elles possèdent des éperons basitarsaux et tibiaux. Les appendices, comme le reste du corps, sont munis de carènes granuleuses et de soies nombreuses. Les chélicères présentent des dents différenciées. La vésicule à venin se prolonge par un aiguillon acéré percé de 2 fentes terminales latéro-dorsales.

Les **caractères variants** au cours des différentes mues sont donc en nombre très limité chez les Scorpions et intéressent seulement une partie de la chétotaxie et des organes sensoriels. N'ayant pas fait d'étude statistique précise, nous nous limiterons ici aux principes permettant une approche du développement postembryonnaire par cette voie pour l'espèce étudiée en reprenant en premier lieu les critères cités par M. VACHON (1940).

Soies de l'éperon basitarsal

L'absence de soie à l'éperon basitarsal caractérise la protonympe. La deutonympe possède toujours une soie ; la tritonympe, comme les stades suivants, porte une ou deux soies, nombre maximum chez *Buthotus*.

Soies des fulcres externes des peignes

Chez *Buthotus* les fulcres externes apparaissent dès le premier stade nymphal ; ils ne portent pas de soies. Au 2^e stade nymphal apparaît une soie sur la plupart des fulcres ; aux stades suivants le nombre global des soies, sur l'ensemble des fulcres, augmente à chaque mue, mais un certain nombre de fulcres conservent le même nombre de soies qu'ils portaient au stade précédent (cf. tabl. I).

TABLEAU I. — Nombres minimal et maximal de soies portées par les fulcres à un stade donné.

STADE NYMPHAL	FEMELLES	MÂLES
1	0	0
2	0-1	1
3	1	1-2
4	1-2	1-3
5	1-3	1-4 ou 5
6	1-3 ou 4	

L'augmentation du nombre de soies sur les fulcres ne se réalise pas sur l'ensemble de la longueur du peigne. Cette progression est assez irrégulière ; il peut, d'autre part, exister une légère dissymétrie droite-gauche aussi bien dans le nombre de soies que dans le nombre des fulcres externes. Pour rendre compte de la proportion de chaque type de fulcres à 0, 1, 2, 3, 4... soies, et pour nous permettre de suivre l'évolution d'un peigne (droit ou gauche) chez un animal donné, il peut être pratique d'établir une « formule fulcrale » définie ci-après : soit r, s, t, u, v, le nombre de fulcres externes à 0, 1, 2, 3, 4... soies et n le nombre total des

fuleres pour un peigne droit ou gauche, on écrira pour chaque stade la formule : $F^0 = \binom{r}{n}$;
 $F^1 = \binom{s}{n}$; $F^2 = \binom{t}{n}$; $F^3 = \binom{u}{n}$; $F^4 = \binom{v}{n}$... et on considérera N le nombre global des soies sur
l'ensemble des fuleres.

Si l'on prend l'exemple d'une femelle suivie du stade protonymphal au stade adulte, on aura, pour le peigne gauche :

Stade 1	$F^0 = \frac{21}{21}$; N = 0
Stade 2	$F^0 = \frac{3}{21}$; $F^1 = \frac{18}{21}$; N = 18
Stade 3	$F^0 = \frac{0}{21}$; $F^1 = \frac{21}{21}$; N = 21
Stade 4	$F^0 = \frac{1}{21}$; $F^1 = \frac{10}{21}$; $F^2 = \frac{10}{21}$; N = 30
Stade 5	$F^0 = \frac{1}{21}$; $F^1 = \frac{3}{21}$; $F^2 = \frac{16}{21}$; $F^3 = \frac{1}{21}$; N = 38
Stade adulte	$F^0 = \frac{0}{21}$; $F^1 = \frac{2}{21}$; $F^2 = \frac{17}{21}$; $F^3 = \frac{2}{21}$; N = 42

De cette formule fulerale, on peut déduire les proportions des fuleres d'un type par rapport au nombre total de fuleres, la prédominance, la présence ou l'absence d'un type à un stade donné. Il faut remarquer que la répartition des fuleres de chaque type sur le peigne est irrégulière ; cependant, c'est aux extrémités proximale et distale que le nombre de soies est le plus réduit ; les fuleres les plus garnis se situent vers le milieu du peigne ; d'autre part, la formule fulerale varie, dans la même espèce, pour un stade donné ; elle varie également selon le sexe de l'animal, le mâle ayant une chétotaxie plus fournie que la femelle. C'est donc la proportion des fuleres de différents types les uns par rapport aux autres qui est à considérer plutôt que le nombre absolu de soies apparaissant à chaque stade.

Soies des pièces médianes et du manche du peigne

Le nombre de soies augmente d'un stade à suivant tant sur les pièces médianes que sur le manche. Le nombre de pièces médianes est constant pour un peigne donné au cours du développement postembryonnaire. On peut observer parfois une fusion de deux pièces médianes proximales. Ce caractère sera conservé tout au long du développement ; il peut donc y avoir une dissymétrie dans le nombre des pièces ainsi que dans le nombre des soies. La progression du nombre total de soies sur l'ensemble des pièces médianes entre un stade et le suivant varie dans la limite de 2 à 4 soies. Au premier stade, les pièces médianes portent toutes soit une seule soie, soit une ou deux soies, selon les individus. Dans ce dernier cas, il existe toujours une soie longue, à large cupule et une soie plus courte à cupule de plus

faible diamètre. Au stade suivant, lorsqu'une nouvelle soie apparaît, elle est plus courte que les soies précédentes et sa eupule a un diamètre plus faible. On peut ainsi faire la relation entre le diamètre des eupules et l'ordre d'apparition des soies. Dans les derniers stades et chez l'adulte, les dernières soies apparues ne seront que des microchètes. Ce phénomène se retrouve sur le manche du peigne. Donc, lorsque l'on considère la chétotaxie, il faut non seulement tenir compte du nombre et de l'emplacement des macrochètes mais aussi de ceux des microchètes. VACHON (1952) considère d'ailleurs ces dernières comme des « soies avortées ou non encore développées ». Nous pouvons considérer les microchètes comme des soies récentes ou ayant subi un arrêt de développement au cours de la croissance.

Autres territoires chétotaxiques

De nombreux territoires subissent, pendant le développement postembryonnaire, une augmentation progressive du nombre de soies. Sur les appendices, nous pouvons donner quelques principes régissant ces modifications :

— Ce sont les parties les plus distales qui subissent l'accroissement du nombre de soies le plus important ; les parties distales sont en avance par rapport aux parties proximales.

— L'augmentation du nombre de soies se fait à la fois sur des rangées précises présentes chez la protonympe et sur de nouvelles rangées qui apparaissent à différents stades du développement.

— L'apparition de macrochètes est en général précédée par celle de microchètes à un des stades précédents.

— Le diamètre des eupules basales et la longueur des soies sont proportionnels à leur ordre d'apparition, les soies les plus récentes étant les plus courtes et le diamètre de leur eupule le plus réduit.

Certaines soies apparaissent à l'état de microchètes et n'évoluent jamais en macrochètes.

Nous pouvons donner quelques exemples de ces modifications chétotaxiques progressives :

— Les soies ventrales du fémur des pédipalpes sont absentes chez la protonympe ; chez l'adulte, on en compte 9 au maximum, dont 5 au moins sont des macrochètes.

— Les soies associées aux rangées de dents des doigts des pédipalpes sont en nombre définitif au 5^e ou 6^e stade ; en particulier, les soies aplaties associées à chaque granule n'apparaissent que chez la deutonympe. La chétotaxie reste stable du 2^e au 4^e stade puis augmente au 5^e et au 6^e stade. A ce niveau, seules les soies aplaties sont pigmentées. Il semble qu'il y ait un arrêt de croissance pour les soies apparues chez la protonympe et qui se présentent au stade adulte à l'état de microchètes.

— Sur les sternites mésosomiens, la chétotaxie se modifie également, c'est surtout sur le premier sternite que l'augmentation est la plus forte.

Lyrifissures : Le nombre des lyrifissures proches des articulations sur les appendices augmente également pendant le développement postembryonnaire. Cependant, certains territoires conservent le même nombre de lyrifissures de la protonympe au stade adulte ; ainsi, chaque fulcra externe possède une seule lyrifissure à tous les stades.

Sensilles sur les dents des peignes : Elles sont groupées en plages ellipsoïdes très denses. Pour apprécier leur nombre, on peut compter le nombre de rangées longitudinales à l'endroit le plus large de la plage ; les sensilles étant grossièrement disposées en quinconce, une erreur d'une ou deux rangées doit être admise. Le nombre de sensilles augmente au cours des mues successives. Il dépend, à un stade donné, du sexe de l'animal : les mâles ont, au même stade, un nombre de sensilles plus élevé que les femelles (cf. tabl. II). Ce comptage peut être effectué soit sur des exuvies ou des animaux fixés, soit par prélèvement d'une dent sur l'animal vivant, ce qui n'entraîne pas de traumatisme important si ce prélèvement est effectué à une période éloignée de la mue.

TABLEAU II. — Nombre de rangées (de sensilles) selon le stade et le sexe.

STADE	MÂLES	FEMELLES
Protonymphe	3-4	3-4
Deutonymphe	4-5	4-5
Tritonymphe	6-7	5-6
4 ^e nymphe	9-11	6-7
5 ^e nymphe/mâle adulte de petite taille	11-15	7-9
6 ^e nymphe ou femelle adulte de petite taille/mâle adulte de grande taille	15-18	7-9
Femelle adulte		8-10

De cette brève étude des variations de la chétotaxie et des organes sensoriels, on retiendra que la réalisation de l'état définitif est, sur l'ensemble du corps, très progressive. Des variations de la chétotaxie existent également chez les Pseudoscorpions (BOISSIN, 1970), les Solifuges (JUNCA, 1966) et les Araignées (CANARD, 1973), en dehors des variations trichobothriotaxiques chez ces mêmes ordres. Sur certains territoires, plus sensibles que d'autres à ces variations, les soies apparaissent sur des rangées bien déterminées ; on peut donc étendre la notion de sériation envisagée par VACHON pour la trichobothriotaxie des Scorpions à l'ensemble de la chétotaxie. L'ordre d'apparition des soies dans ces territoires semble être défini, non pas pour une soie précise, mais pour un groupe de soies. L'étude précise de leur répartition et l'étude statistique stade par stade devrait permettre comme pour la trichobothriotaxie (VACHON, 1973) l'établissement d'une nomenclature spatio-temporelle calquée sur celle proposée par VACHON. Cette nomenclature devra tenir compte des microchètes et des macrochètes, en notant la tendance de certaines soies à rester des microchètes ou à devenir des macrochètes.

3. Nombre de mues et période imaginale

La période imaginale est caractérisée par l'acquisition de la maturité sexuelle. Le mâle a un organe paraxial entièrement développé et il est apte à féconder une femelle. La femelle mûre est caractérisée soit par la présence d'un spermatocleuthrum, soit par son aptitude à être fécondée.

Le stade imaginal peut être atteint à des périodes différentes. En élevage, les mâles sont mûrs après la 4^e ou la 5^e mue post-larvaire, les femelles sont mûres après la 5^e, après la 6^e ou après la 7^e mue post-larvaire. Nous n'avons jamais observé de mues après une reproduction. La taille des adultes est donc variable selon le stade auquel ils atteignent la maturité génitale.

En étudiant une population récoltée dans la nature (à Djermaya, République du Tchad), nous avons constaté qu'il existait trois types de mâles adultes se distinguant par la taille ou par des rapports biométriques (VACHON et STOCKMANN, 1968). On trouve également en élevage et dans la nature des femelles mûres de trois tailles différentes. Chez les mâles et chez les femelles, les individus les plus grands ont toujours un plus grand nombre de soies — en particulier sur les peignes — que les individus plus petits.

La durée du stade « pullus » (larve) est toujours de 48 heures, à 32°C. La durée des intermues suivantes est assez variable selon les individus, même lorsqu'il s'agit d'animaux d'une même portée, élevés dans des conditions de nourriture, de température et d'hygrométrie identiques. Nous donnons les valeurs moyennes en jours pour les stades nymphaux (tabl. III). Les résultats montrent que la durée des deux premières intermues est sensiblement égale ; la durée des deux intermues suivantes croît avec l'âge. Les dernières intermues ont une durée plus variable. Les mâles ont une durée d'intermue plus courte que les femelles pendant les deux premiers stades.

TABLEAU III. — Durée des intermues : valeurs moyennes en jours pour les stades nymphaux.

	MÂLES	FEMELLES	
Nymphe 1	$\bar{X} = 30,17 \pm 1,82$ $N = 6 \text{ s}^2 = 16,57$	$\bar{X} = 36,37 \pm 0,66$ $N = 38 \text{ s}^2 = 16,07$	1 ^{er} mue
Nymphe 2	$\bar{X} = 26,67 \pm 4,37$ $N = 6 \text{ s}^2 = 95,47$	$\bar{X} = 37,49 \pm 1,44$ $N = 37 \text{ s}^2 = 74,87$	2 ^e mue
Nymphe 3	$\bar{X} = 46 \pm 6,63$ $N = 6 \text{ s}^2 = 220$	$\bar{X} = 46,64 \pm 2,30$ $N = 36 \text{ s}^2 = 185,78$	3 ^e mue
Nymphe 4	$\bar{X} = 59,66 \pm 12,26$ $N = 6 \text{ s}^2 = 751,87$	$\bar{X} = 74,03 \pm 3,35$ $N = 35 \text{ s}^2 = 381,38$	4 ^e mue
Nymphe 5		$\bar{X} = 58 \pm 5,82$ $N = 10 \text{ s}^2 = 129,15$	5 ^e mue
Nymphe 6		$\bar{X} = 52,5 \pm 1,95$ $N = 2 \text{ s}^2 = 24,5$	6 ^e mue
			7 ^e mue

\bar{X} = valeur moyenne de la durée d'intermue en jours ; $\pm e^x$ = erreur sur la moyenne ; N = nombre d'individus ; s^2 = variance.

Si l'on rapproche ces résultats de ceux observés pour l'évolution de la chétotaxie, on voit que les mâles ont un développement plus rapide que celui des femelles et que l'évolution de la chétotaxie des mâles est également plus rapide, puisque, en un nombre de mues plus réduit, les mâles acquièrent un nombre de soies plus grand que les femelles.

En résumé, l'étude du développement postembryonnaire de *Buthotus minax occidentalis* montre que les mâles subissent en élevage 4 ou 5 mues ; il y a donc pour les mâles 5 ou 6 stades de la naissance (pullus compris) à l'adulte. Les femelles subissent 5, 6 ou 7 mues, il peut donc y avoir 6 à 8 stades de la naissance à l'adulte. La détermination des stades est délicate du fait de la variabilité des individus. L'étude du développement postembryonnaire à partir des exuvies peut être abordée à la fois par l'étude de la croissance relative des différentes parties du corps et par l'évolution de la chétotaxie et des organes sensoriels tout au long de la vie de l'animal.

II. CYCLE D'INTERMUE

Le cycle d'intermue des Arahnides a été étudié par LEGENDRE (1968) chez les Araignées, JUBERTHIE (1964) chez les Opilions, JUNCA (1966) chez les Solifuges, et HEURTAULT (1973) chez les Pseudoseorptions, tant en ce qui concerne la distinction des phases qu'en ce qui concerne la physiologie de chacune d'entre elles.

Dans ces groupes, on parle le plus souvent de 4 périodes : une période de rétablissement, suivant l'exuviation, une période d'activité, une période d'engourdissement et une période de paralysie. Chacune de ces périodes est caractérisée par un comportement particulier et par des phénomènes physiologiques, principalement au niveau du système nerveux (cellules neurosécrétrices), des organes neuro-hémaux, de la glande coxale, des néphrocytes, des cellules sanguines et du tégument.

Chez les Scorpions, nous avons cherché s'il était possible d'établir une homologie de ces différentes périodes par rapport aux groupes précités en nous appuyant sur les données morphologiques et éthologiques permettant l'établissement de points de repère en vue d'une étude histo-physiologique avant la fixation d'un animal ou avant sa mise en expérimentation. L'éthologie des différents groupes d'Arahnides est trop diverse pour que l'on puisse se fonder uniquement sur ses données. Seul, le refus de nourriture à une période du cycle peut donner une indication, encore que ce refus puisse être plus ou moins long et intervenir à une période qui n'est pas forcément homologue chez tous les Arahnides. Les données morphologiques utilisées chez les autres Arthropodes, tel le décollement des appendices, ne sont guère envisageables, compte tenu de la taille des animaux ; les dents des peignes, seules parties qui pourraient être observées par transparence, ne se prêtent pas, de par leur position, à une observation vitale ; quant à leur prélèvement, il peut se révéler létal à une période proche de la mue. Aussi, les critères que nous proposons ci-après permettent un repérage applicable aux seuls Scorpions. Les périodes que nous pouvons reconnaître sont les suivantes : période de rétablissement, période d'activité, période de gonflement et période de prémue précédant l'exuviation. Les homologies de ces périodes avec celles des autres Arahnides seront discutées après leur description.

Période de rétablissement

Le tégument est mou et élastique. Cette période suit l'exuviation. Elle est caractérisée par le durcissement et la pigmentation progressifs de la cuticule et par le refus de nourriture. À cette phase, les tergites mésosomiens se chevauchent les uns les autres ; il en est de même des sternites. Les pleures ne sont pas visibles. Durée : deux jours.

Période d'activité (fig. 2 a)

Cette phase débute par la reprise de nourriture. Le tégument est dur et bien pigmenté. Les tergites et les sternites mésosomiens se chevauchent encore les uns les autres et les plaques articulaires antérieures des tergites et des sternites ne sont pas découvertes. Le dernier tergite et le premier sternite mésosomiens sont latéralement en contact sur toute leur longueur. Pendant cette période, l'animal mène une activité normale et chasse activement. Durée variable, de 8 à 20 jours.

Période de gonflement

Cette phase est caractérisée par un gonflement de l'animal au niveau du prosome et du mésosome, ce qui a pour effet un accroissement de taille. Le poids augmente considérablement (de 1,5 à 2,5 fois selon les stades) pendant cette période. Nous la diviserons en deux étapes morphologiquement reconnaissables :

G + (fig. 2 b) : Tergites mésosomiens jointifs, ne se recouvrant plus les uns les autres ; plaques articulaires antérieures totalement découvertes ; membranes articulaires entre les tergites non visibles ou peu visibles ; sternites et tergites légèrement écartés entre eux latéralement, laissant voir les membranes pleurales très plissées. Angle entre dernier tergite et dernier sternite mésosomiens de 15° environ.

G ++ (fig. 2 c) : Tergites mésosomiens bien séparés par les membranes articulaires qui deviennent nettement visibles ; pleures dégagés, légèrement plissés ; angle entre dernier tergite et dernier sternite mésosomiens de 30° environ.

Pendant ces deux phases, l'animal continue à se nourrir et à chasser ; cependant, si l'on soumet l'animal au jeûne, le gonflement, une fois amorcé, continue. Durée variable, de 8 à 20 jours pour l'ensemble des phases de gonflement.

Période de prémue (fig. 2 d)

L'animal est gonflé au maximum et paraît translucide dans sa partie antérieure ; cet aspect semble dû à un afflux de sang dans les régions ventrale et latérales du prosome et du mésosome.

La longueur des membranes articulaires tergaux et sternaux est égale ou plus grande

que celle des tergites et sternites eux-mêmes. L'angle entre le dernier tergite et le dernier sternite mésosomiens atteint 40 à 45°.

À la fin de la période de prémue, on peut également observer sur les dents des peignes un décollement cuticulaire après prélèvement et observation par transparence.

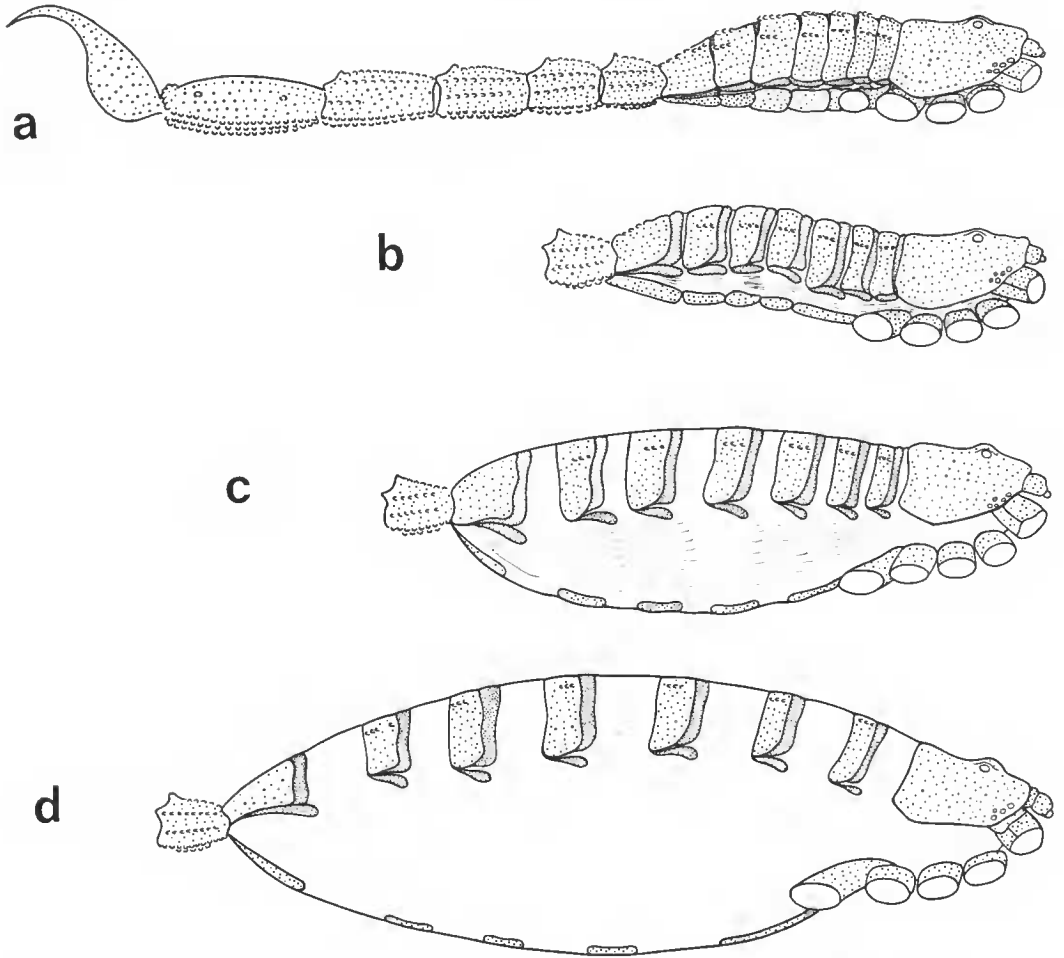


FIG. 2. — Périodes du cycle d'internue. a, période d'activité (et période de rétablissement) ; b, période de gonflement G+ ; c, période de gonflement G++ ; d, période de prémue.

Cette phase est caractérisée par le refus de nourriture et une activité réduite. L'animal réagit cependant à l'approche d'une proie et peut se déplacer ; il est particulièrement sensible aux variations hygrométriques du milieu, un excès d'humidité entraînant la mort en quelques heures. La cessation totale de l'activité est très progressive ; elle-ci ne survient que quelques heures (1 h à 3 h) avant l'exuviation. Cette courte période de « paralysie »

est suivie par l'adoption d'une « posture de mue » : l'animal se soulève sur ses pattes et incline son corps vers l'avant puis l'exuviation survient par rupture de la cuticule à l'avant et sur les bords du bouclier prosomien.

DISCUSSION

Les critères que nous utilisons pour déterminer les périodes d'intermue chez l'animal vivant permettent, malgré leur manque de précision, de fixer des points de repère en vue d'une étude histologique ou physiologique ; en effet, la variabilité de la durée d'intermue pour des animaux d'une même portée, élevés dans des conditions identiques, est telle que l'on ne peut envisager de déterminer la période du cycle en fonction du temps écoulé depuis la mue : certains animaux restent bloqués en phase d'activité, de gonflement ou de prémue, alors que d'autres ont une durée d'intermue moins grande. L'étude des courbes de poids reflète cette variabilité, la croissance pondérale est très irrégulière pour des animaux élevés dans les mêmes conditions.

L'étude éthologique, nous l'avons vu, n'est pas suffisante à elle seule pour permettre le repérage précis d'un stade du fait de l'absence de comportement spécialisé comme chez les Pseudoscorpions.

L'homologie des périodes d'intermue des Scorpions avec celle des Solifuges et des Pseudoscorpions est possible mais les critères de distinction des différentes phases ne sont donc pas identiques.

Si la période de rétablissement ne prête pas à discussion, par contre, il semble que la phase d'activité des Pseudoscorpions corresponde à l'ensemble des phases « d'activité » et de « gonflement » chez les Scorpions. La phase d'engourdissement des autres Arachnides correspondrait à la phase de « prémue » des Scorpions.

Quant à la phase de paralysie, elle semble incluse également dans la phase de « prémue » et ne peut se distinguer nettement. Il n'y a pas de modification comportementale importante entre la phase d'activité et la phase de gonflement, le refus de nourriture n'ayant lieu qu'à la phase de prémue.

Les premières données recueillies sur l'évolution de la cuticule pendant ces phases montrent que la sécrétion cuticulaire est particulièrement active pendant la phase de rétablissement et au début de la phase d'activité. L'épaisseur de la cuticule varie très peu pendant les phases de gonflement et de prémue. Quant à la crise mitotique des cellules épidermiques, nous n'avons pu saisir son moment précis. Elle doit être extrêmement rapide et se produire tout à fait à la fin de la période de prémue.

Une prévision précise de la mue est donc difficile à établir chez ce Scorpion, les phases étant extrêmement variables du point de vue durée et les changements morphologiques et éthologiques étant très progressifs. GΟΥΡΦΟΝ (1975), se basant sur nos critères de détermination des stades d'intermue, a montré que des Buthidae (*Androctonus amoreuxi*) sont particulièrement sensibles aux effets des radiations ionisantes pendant les phases d'activité et de gonflement (G +). Il en déduit que « la mise en place des mécanismes qui gouvernent une mue a lieu immédiatement après une mue ». L'étude de la sécrétion de la cuticule semble confirmer ce point de vue. Les phases décrites ci-dessus semblent pouvoir se généraliser

à l'ensemble de l'ordre des Scorpions ; en effet, GOYFFON (1975) a pu les observer dans le genre *Androctonus* et l'on observe ces mêmes phases chez les Scorpionidae (*Pandinus imperator*) et les Chaetidae (*Euscorpius carpathicus*).

CONCLUSION

La description du développement postembryonnaire d'un Buthidae appelle la comparaison avec celui des autres Arachnides et avec celui des autres Arthropodes. Elle pose en premier lieu un problème de définition des termes de « larve » et de « nymphe ».

Le « pullus » du Scorpion est-il une larve ?

Par rapport à la « larve » de Solifuge, le pullus de Scorpion est plus achevé : la segmentation des appendices est nettement visible sauf pour les peignes ; c'est pendant la phase « pullus » que se réalise l'état définitif — ou presque — de l'animal : sous la cuticule du « pullus », on peut voir apparaître les trichobothries, les macrochètes, les griffes, les dents des chélicères, la segmentation des peignes. Cette phase correspond, comme chez les Solifuges, à une phase de changements histologiques profonds accompagnant les changements morphologiques ; elle peut être interprétée en fait comme une continuation de l'organogenèse embryonnaire. Par rapport aux stades suivants, elle correspond à la phase terminale de l'intermue qui s'étend de l'adoption de la posture de mue à l'exuviation. On aboutit donc aux mêmes conclusions que JUNCA (1966) qui compare la larve de Solifuge à une larve primaire d'Odonate ou d'Orthoptère et aux phases larvaires des Araignées.

Peut-on parler de métamorphose entre le stade larvaire et le stade nymphal ? La morphologie des deux stades est très différente, leur mode de vie est également fort différent. Au mode de vie lié à la mère, le pullus présente quelques caractères adaptatifs : ventouses aux pattes, stigmates pulmonaires lisses, aiguillon non fonctionnel, absence de trichobothries et organes sensoriels réduits en nombre. Cependant, tous les organes qui vont apparaître chez la protonympe sont présents sous la cuticule : soies, trichobothries, griffes... C'est tout au long de l'existence du pullus que se parachève le développement embryonnaire. Il n'y a pas de brusques remaniements faisant passer l'animal du stade embryonnaire au stade nymphal. On peut considérer comme pour les Solifuges que le pullus représente un état non stabilisé. VACHON (1947) a montré que les muscles du préterse sont ceux qui actionnent la ventouse pédieuse ; il n'y a pas d'histolyse au niveau de cette ventouse pédieuse ; cette ventouse est un organe uniquement cuticulaire qui est rejeté à la première mue nymphale. Comparativement aux Insectes, on ne peut donc parler de métamorphose entre le stade pullus et le stade protonymphal.

Quant aux stades « nymphaux », nous pouvons les comparer aux stades juvéniles (ou immatures) des insectes Amétaboles chez lesquels le nombre des soies et des organes sensoriels varie. JUNCA (1966) chez les Solifuges parle d'animal ou de période « immature » ; CANARD (1973) parle chez les Araignées de « jeune ». Ces termes, de signification très générale, permettent une comparaison plus juste avec les autres Arthropodes que les mots de nymphe et de période nymphale même si la plupart des Arachnologues les utilisent avec toutes les réserves nécessaires (VACHON, 1953).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBER-THOMAS, M., 1963. — Reproduction et croissance de *Buthus occitanus* Amx. *Annls Sci. nat., Zool.* (Sér. 12), **5** (2) : 273-286.
- 1974. — Croissance et reproduction d'*Androctonus australis* L. (Scorpions, Buthidés). *Annls Sci. nat., Zool.* (Sér. 12), **16** (1) : 45-54.
- BARTH, F. G., et M. WADPUHL, 1975. — Slit sense organs on the Scorpion leg (*Androctonus australis* L., Buthidae). *J. Morphol.*, **145** : 209-228.
- BOISSIN, L., 1970. — Gamétyogénèse au cours du développement postembryonnaire et biologie de la reproduction chez *Hysterochelifer meridianus* (L. Koch) (Arachnides, Pseudoscorpions). Thèse Montpellier, CNRS n° AO 4242 : 1-210.
- CANARD, A., 1973. — Contribution à la connaissance de la taxonomie, du cycle de développement et de la croissance de la Néphile de Madagascar (Araneida : Argiopidae). Thèse Doct. 3^e Cycle, Univ. Paris VI, oct. 1973, 204 p., bibl. (1 à XXXIII), pl. h.t. (1 à 24) (Spécialité : Biologie animale).
- GOYFFON, M., 1975. — Effets physiopathologiques de l'irradiation par radiations ionisantes chez le Scorpion. Thèse Paris, CNRS n° AO 11672, 157 p.
- HEURTAULT, J., 1973. — Contribution à la connaissance biologique et anatomo-physiologique des Pseudoscorpions. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 124, Zool. 96 : 561-670.
- JUBERTHIE, C., 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. *Annls Spéol.*, **19** (1) : 1-238.
- JUNCA, C., 1966. — Recherches biologiques et histophysiological sur un Solifuge saharien *Othoes saharæ* Pauouss. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris* (N.S.), Sér. A, **43** : 1-124.
- LEGENDRE, R., 1968. — Morphologie et développement des Chélicérates : embryologie, développement et anatomie des Nyphosures, Scorpions, Pseudoscorpions, Opilions, Palpigrades, Uropyges, Amblypyges, Solifuges et Pycnogonides. *Fortschr. Zool.*, **19** (1) : 1-50.
- PAULIAN, R., 1936. — Contribution à l'étude de la croissance relative du Scorpion languedocien. *Archs Zool. exp. gén.* (Notes et Revues), **78** : 92-98.
- SCHULTZE, W., 1927. — Biology of the large Philippine Forest scorpion. *Philipp. J. Sci.*, **32** (1) : 375-388.
- VACHON, M., 1940. — Sur la systématique des Scorpions. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris* (N.S.) **13** (2) : 241-260.
- 1947. — Remarques sur l'arthrogenèse des appendices. A propos d'un cas de symmélie partielle chez un Pseudoscorpion, *Chelifer cancroides* L. (Arachnides). *Bull. biol. Fr. Belg.*, **81** : 117-194.
- 1948. — Étude sur les Scorpions. *Archs Inst. Pasteur Algér.*, **26** (1) : 25-90.
- 1953. — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement postembryonnaire chez les Araignées. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **25** (2) : 144-146.
- 1952. — Études sur les Scorpions. Institut Pasteur Algérie, éditeur. 482 pages.
- 1973. — Étude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de Scorpions (Arachnides). I. La trichobothriotaxie en Arachnologie. Sigles trichobothriotaxiques et types de trichobothriotaxie chez les Scorpions. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 140, Zool. 104 : 857-958.
- VACHON, M., R. ROY et M. CONDAMIN, 1970. — Le développement postembryonnaire du Scorpion *Pandinus gambiensis* Pocock. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, **32** (2) : 412-432.

VACHON, M., et R. STOCKMANN, 1968. — Contribution à l'étude des Scorpions africains appartenant au genre *Buthotus* Vachon, 1949 et étude de la variabilité. *Monitore zool. ital.*, **2** (Suppl.) : 84-149.

Manuscrit déposé le 16 septembre 1977.